BULLETIN
DE LA SOCIÉTÉ FORESTIÈRE
DE FRANCHE-COMTE
ET DES PROVINCES DE L'EST

1960 MARS N° 1

Importance des Mycorhizes pour la Régénération de l'Epicéa

(**Picea excelsa** Link)

Nos recherches sur les mycorhizes nous ont conduit par le chemin des Ptéridophytes, puis des Arbustes, jusqu'aux essences arborescentes. Certes les mycorhizes ectotrophes (1) des Pins et des Cèdres retiennent particulièrement notre attention depuis quelques années mais une possibilité nous a été donnée d'étendre notre champ d'investigations en nous adressant à l'Epicéa commun (**Picea excelsa** Link). Cette essence n'a pas été délaissée dans les très nombreuses recherches consacrées aux complexes mycorhiziens. Elle y figure même en bonne place mais le plus souvent les racines examinées ont été prélevées sur des sujets assez âgés. Pour effectuer les recherches dont cette note rend compte nous nous sommes exclusivement adressé à de tout jeunes plants d'Epicéa, âgés de quelques jours à quelques mois, en provenance de diverses stations jurassiennes.

On sait qu'en altitude la régénération naturelle de l'Epicéa se fait mal en certains endroits et que les ravages dus à la fonte des semis y sont parfois considérables. Au sujet de telles parcelles particulièrement touchées, M. l'Ingénieur Poly nous écrivait : « Il n'y existe aucun semis naturel âgé de un an ou plus ; les semis naissent donc au mois de juin qui suit la fructification, vivent quelques semaines, voire quelques mois, puis disparaissent ».

Quel intérêt y-at-il donc à suivre l'évolution de la mycorhization des jeunes plantules ? C'est ce que nous tenterons de préciser dans cette note.

Qu'il nous soit permis auparavant de remercier très vivement M. l'Inspecteur Général des Eaux et Forêts Lachaussée qui a accepté de ménager une

(1) — NDLR — MYCORHIZES : Myceliums de Champignons vivant en Association avec des racines, à l'extérieur des cellules : M. ectotrophes ou à l'intérieur des cellules : M. endotrophes.

place pour nos quelques pages dans ce Bulletin, et M. l'Ingénieur des Eaux et Forêts Poly Jean qui nous a approvisionné très régulièrement en matériel d'étude, à la faveur d'envois échelonnés. Nous avons en outre échangé un courrier suivi avec M. l'Ingénieur Poly. De ses précieux commentaires nous nous sommes permis de tirer largement parti pour l'interprétation de nos propres résultats.

ORIGINE DU MATERIEL ETUDIE

Des porte-graines ayant fructifié abondamment en 1958 dans les pessières jurassiennes d'altitude, de nombreuses germinations sont apparues à la fin du printemps de 1959. M. l'Ing. Poly a collecté à notre intention quelques lots de ces jeunes plantules en s'adressant simultanément à six stations très diverses que, pour plus de clarté, nous désignerons dans le tableau et les lignes suivantes par les chiffres 1 à 6.

Forêt visitée	altitude	pH du sol	Caractéristiques du sol de la station
Forêt du Massacre		(1)	
1. Forêt de Septmoncel parcelle 12	1320 m.	6,0	— sol brun, profond et frais, sur calcaire marneux, végétation de hautes herbes
2. Forêt de Septmoncel parcelle 10	1350 m.	6,5	d°
3. Forêt des Molunes parcelle F	1340 m.	5,2	— prélèvements effectués sur une souche pourrissante.
4. Forêt des Molunes parcelle F	1340 m.	5,5	— sol rocheux, superficiel, sur calcaires durs, végétation de Mousses, Myrtilles, etc...
5. Forêt de Lajoux parcelle N	1360 m.	6,0	d°
Pépinière de Lamoura			
6. Dans la pépinière	1150 m.	6,2	— sol peu riche, engraissé en 1954 par apport d'engrais complet.

(1) Le pH du sol a été déterminé par la méthode colorimétrique. Les valeurs obtenues sur le terrain sont sensiblement inférieures. Elles sont respectivement de : 6,0 ; 5,5 ; 4,5 ; 4,0 ; 5,0 et 6,0.

Les récoltes de jeunes plants ont été répétées aux dates échelonnées suivantes :

Dates de récolte des échantillons :	Age des plants en porvenance des placettes n° 1 à 5 :	Age des plants en provenance de la pépinière de Lamoura
11 juillet 1959	20 jours	40 jours
11 août 1959	50 jours	70 jours
22 août 1959	60 jours	—
10 septembre 1959	80 jours	100 jours
16 octobre 1959	120 jours	140 jours

RECHERCHE DES MYCORHIZES

Nous avons systématiquement étudié la totalité de l'appareil radical de chacun des plants qui nous furent adressés. L'observation morphologique du système radical et l'étude microscopique de sections transversales effectuées dans les racines courtes nous ont permis de déceler à diverses reprises l'existence de mycorhizes ectotrophes. Pour désigner ces complexes nous employons la nomenclature établie par Dominik dans sa classification anatomo-morphologique des mycorhizes ectotrophes, classification dont nous rappelons les grandes lignes par ailleurs (1).

Nous sommes ainsi en mesure d'établir le relevé suivant :

— plants prélevés dans la placette 1 :

à l'âge de 20 jours : aucune mycorhize constituée.
50 jours : aucune mycorhize constituée.
60 jours : aucune mycorhize constituée.
80 jours : mycorhizes du sous-type A extrêmement rares mais très abondant développement d'un champignon pathogène (responsable de la fonte) qui infecte les plantules jusqu'au collet.
120 jours : il ne subsiste plus aucun plant dans la placette, tous ont été détruits par l'agent de la fonte des semis.

— plants prélevés dans la placette 2 :

à l'âge de 20 jours : aucune mycorhize constituée.
50 jours : aucune mycorhize constituée.
60 jours : aucune mycorhize constituée.
80 jours : quelques associations normales appartenant aux sous-types F et H et quelques associations atypiques appartenant au sous-type I.
120 jours : quelques mycorhizes normales appartenant aux trois sous-types A, F et I.

— plants prélevés dans la placette 3 :

à l'âge de 20 jours : quelques hyphes de Basidiomycètes en surface des racines.
50 jours : quelques mycorhizes typiques appartenant au sous-type F.
80 jours : mycorhizes abondantes et normales appartenant aux sous-types A et F.
120 jours : mycorhizes appartenant au sous-type F en quantité normale.

— plants prélevés dans la placette 4 :

à l'âge de 20 jours : très abondant duvet périphérique d'hyphes à boucles, quelques fort rares mycorhizes constituées.

50 jours : mycorhises communes appartenant aux sous-types A et F.

80 jours : mycorhizes très communes appartenant aux sous-types F et G (genre Ga).

120 jours : excellente mycorhization des plants ; complexes appartenant aux sous-types A, F et G.

— plants prélevés dans la placette 5 :

à l'âge de 20 jours : aucune mycorhize constituée.

50 jours : rares complexes appartenant aux sous-types A et F.

80 jours : rares complexes appartenant au sous-type A.

120 jours : mycorhizes typiques, en moyenne abondance, appartenant aux sous-types F et I.

— plants prélevés dans la pépinière de Lamoura :

à l'âge de 40 jours : aucune mycorhize constituée.

70 jours : très rares mycorhizes appartenant au sous-type A.

100 jours : très très rares mycorhizes constituées.

120 jours : très très rares mycorhizes constituées.

Récapitulation de ces résultats

M. l'Ingénieur Poly nous a adressé un tableau fort instructif que nous reproduisons **in extenso** en annexe. En tenant compte d'une part des renseignements qu'il renferme, relatifs :

— au nombre de germinations au mètre carré dans les diverses stations,

— à la disparition progressive des plantules dans certaines placettes,

— à la survie de la quasi-totalité des sujets dans d'autres,

et en rappelant d'autre part nos appréciations concernant :

— la vigueur des plants,

— la rapidité de leur croissance,

— la présence ou l'absence de mycorhizes et leur abondance,

nous pouvons ainsi schématiser l'évolution des jeunes Epicéas dans les diverses placettes :

en 1 : mauvaise croissance, absence de mycorhizes, développement de pathogènes, fonte massive des semis à l'âge de 45 à 50 jours.

en 2 : mauvais début de croissance avec absence de mycorhizes et tendance à la fonte (raréfaction des plants), puis les mycorhises apparaissent et la densité des plants se stabilise.

en 3 : bonne croissance, mycorhizes abondantes.

en 4 : bonne croissance, mycorhizes abondantes.

en 5 : croissance correcte, mycorhization correcte.

en 6 : croissance correcte en l'absence de mycorhizes.

Discussion :

I - Relations entre la croissance des plants et leur mycorhization :

Les observations dont nous rendons compte ci-dessus nous permettent de confirmer une fois encore l'importance de la mycorhization pour la croissance des plants.

Dans les sols nettement acides (numéro 4 par exemple) dans lesquels la décomposition de l'humus est lente, le rôle des mycorhizes est indiscutable pour la nutrition correcte des jeunes plants. Le développement de la microflore fongique y étant particulièrement intense on ne s'étonnera pas que les mycorhyses se constituent très tôt, qu'elles soient abondantes, et que les plants soient vigoureux.

Sur un sol de même nature que celui de la station numéro 4 mais moins acide (cas du sol numéro 5) le développement des mycorhizes est un peu freiné et la vigueur des plants s'en ressent.

Le cas des placettes 1 et 2 d'une part, où la fonte des semis a causé des pertes plus ou moins sensibles, et celui de la station numéro 3, d'autre part, seront envisagés plus loin. Soulignons seulement ici que l'absence de mycorhizes (en 1 et 2) ou leur abondance (en 3) entraînent une évolution bien différente des jeunes plants.

II - Caractères des plants issus de la pépinière de Lamoura :

Le sol de la pépinière de Lamoura est-il dépourvu de Champignons mycorhizoformateurs ? Le fait que les plants croissent normalement sans que des complexes doivent nécessairement se constituer est-il l'indice d'une richesse suffisante du sol ? Les deux hypothèses apparaissent vraisemblables si l'on se réfère aux renseignements que M. l'Ingénieur Poly nous a communiqués et qui nous renseignent sur les origines de cette pépinière (ancien pâturage) et sur la richesse moyenne de son sol. Comment se présentent donc les jeunes plants qu'on y élève ? Ce sont des sujets sains certes, assez résistants dans leur jeune âge pour que les méfaits de la fonte soient à peu près nuls jusqu'ici, mais ce sont des plants pratiquement dépourvus de mycorhizes.

Un tel état n'est bien entendu pas catastrophique. Harley n'écrit-il pas : « Les plantules et les plants transplantés peuvent être élevés d'une façon es- « sentiellement asymbiotique par l'apport convenable d'engrais, et il n'y a pas « de doute que les plantules les plus grandes et les plus saines sont souvent « obtenues de cette façon (4, p. 114, traduit) ». Mais cet auteur émet aussitôt après des réserves que nous partageons totalement et dont nous reproduisons la traduction aussi fidèle que possible : « Il est moins certain que de tel- « les plantules soient la meilleure source de sujets pour repeupler en pépiniè- « re ou en forêt, et il apparaît réellement que ces sujets sont plus difficiles à « élever et à transplanter que des plants mycorhizés. Il paraît probable que la « meilleure technique à suivre est de maintenir une certaine abondance des « mycorhizes en contrôlant à la fois la fertilisation et l'infection, de sorte que, « non seulement les plants seront pourvus d'associés fongiques connus, mais « encore le système radiculaire ressemblera alors fortement à ceux rencontrés « dans les conditions naturelles » (4, p. 115).

On ne s'étonnera donc pas du rendement variable des essais de transplantation des sujets dépourvus de mycorhizes. M. l'Ingénieur Poly nous indique, et nous nous y attendions, que des Epicéas élevés à Lamoura et transplantés dans les parcelles où la régénération naturelle se fait mal, ne donnent en général rien de bon. Aptes à végéter dans les conditions artificielles de culture en pépinière, les sujets qu'on transplante sur les sols du type de celui des stations 1 et 2 ne survivent généralement pas. Dépourvus de mycorhizes les jeunes Epicéas sont donc voués à la mort sur ces sols voisins de la neutralité qu'envahissent les hautes herbes. Au contraire les transplantations tentées sur sol plus acide, superficiel, où les mycorhizes ne manquent pas de se constituer, sont couronnées de succès dans plus de 50 % des cas.

Peut-on favoriser l'équipement mycorhizien des jeunes plants en pépinière ? Sans aucun doute on le peut et, parmi les solutions qui s'offrent à nous, nous n'hésitons pas à suggérer dans l'ordre de nos préférences (à cause des difficultés de réalisation) :

— l'épandage dans la pépinière d'humus prélevé sous un peuplement naturel dont les sujets possèdent de saines et abondantes mycorhizes.

— l'apport de fructifications de Basidiomycètes mycorhizoformateurs dont les spores, dispersées par le vent, constituent un inoculum valable (selon Robertson).

— l'addition de cultures pures de Champignons symbiotiques telles qu'on sait en obtenir en laboratoire (cette technique se rapprocherait alors beaucoup de la pratique du « lardage » des couches, telles que la pratiquent les champignonnistes usant du « blanc de champignon » dans leurs cultures).

III - A propos de la fonte des semis : mycorhization et résistance aux pathogènes :

Ce n'est pas un fait de pur hasard que les agents de la fonte des semis aient décimé les jeunes plants de la placette 1 et qu'ils se soient attaqués avec

succès pendant un temps aux sujets de la placette 2, plutôt qu'aux Epicéas des autres placettes. Mais avant toute autre considération il importe de rappeler à ce sujet quelques observations :

— le pH du sol des placettes 1 et 2 est voisin de la neutralité. Plus acide il eut été plus favorable aux Champignons des mycorhizes et plus néfaste aux pathogènes responsables du damping-off (1)

— pratiquement nous n'avons pas observé de mycorhizes chez les plants provenant de la placette numéro 1.

— ce n'est que tardivement que nous avons observé les premières mycorhizes constituées par les sujets de la placette 2, au moment précis où les méfaits de la fonte ont cessé de se faire sentir.

— dans les placettes 3 et 4 où les mycorhizes se sont constituées très tôt, le damping-off n'a aucunement sévi.

Ce faisceau de faits nous incite à reprendre une idée chère à plusieurs spécialistes des mycorhizes, à savoir que : les mycorhizes ectotrophes correspondent à un état particulier où, sur l'appareil radical, quelques espèces fongiques privilégiées sont si favorablement influencées par les conditions qu'elles y trouvent, qu'elles deviennent dominantes, voire localement exclusives... et mettent ainsi la racine-hôte à l'abri des éventuelles attaques des pathogènes du sol.

Certes la mycorhization n'est pas la seule « planche de salut » pour les plantules, ne serait-ce que parce qu'elle se produit en général quelques semaines au moins après la germination et qu'alors les pathogènes ont parfois commencé leurs méfaits (2). Néanmoins nous encourageons les forestiers à favoriser une mycorhization précoce de leurs plants. C'est peut-être une façon de les immuniser ou de minimiser les dégâts imputables aux agents du damping-off, tout en assurant une croissance normale aux jeunes sujets sur les sols les plus déshérités. Nous avons enrégistré avec intérêt et accordé crédit à l'hypothèse de M. l'Ingénieur Poly selon laquelle la séchéresse exceptionnelle de l'été 1959 a pu contribuer au ralentissement des méfaits de la fonte. Précisément c'est à ce concours de circonstances : lente progression des dégâts dans la placette à cause de la sécheresse, apparition de mycorhizes en août-septembre, que nous attribuons la survie des plants de cette station numéro 2.

IV - La régénération de l'Epicéa au niveau des vieilles souches pourrissantes :

Les échantillons de la placette numéro 3 ont été collectés sur les contreforts d'une vieille souche, en forêt des Molunes. Très tôt les hyphes d'un Basi

N. D. L. R. (1) DAMPING-OFF : Mort des plantules par excès d'humidité et par extension toute cause qui provoque la destruction rapide des plantules comme « la fonte des semis ».

(2) On n'oubliera pas qu'Horsfall, puis Bewley, ont vivement recommandé l'emploi du « Cheshunt Compound », solution de sulfate de cuivre et de carbonate d'ammonium qu'on peut utiliser pour arroser les jeunes plantules. Très toxique pour les champignons pathogènes, cette solution n'affecte qu'assez peu les plantules elles-mêmes.

diomycète ont colonisé la surface des racines des jeunes germinations et rapidement les mycorhizes se sont révélées communes, puis abondantes.

Cette observation s'accorde entièrement avec celles effectuées chez le Bouleau par Dimbleby (3) dans les landes à bruyères du Yorshire où « l'exploitation des souches pourrissantes ou des racines est fréquemment liée à une croissance vigoureuse de l'arbre ». Cet auteur rapporte qu'en dépit d'un semis uniforme de graines dans une parcelle ayant jadis supporté des Pins sylvestres: « chaque groupe de Bouleaux était centré sur une vieille souche de Pin ». A propos de la disposition des jeunes Bouleaux (en lignes rayonnantes à partir de la souche ancienne) Dimbleby écrit que cela « pourrait suggérer quelque relation avec le vieux système radiculaire de la souche de Pin ». Effectivement, lorsque les racines pourrissantes de la souche sont assez décomposées : « les « racines du Bouleau pénètrent dans le bois pourrissant et suivent ainsi les « vieilles racines de Pin sur plusieurs pieds de longueur, en produisant des « amas denses de racines mycorhizées ». Il ne reste bientôt plus qu'une enveloppe d'écorce « truffée » de racines courtes mycorhizées. Les Champignons associés au Bouleau ont-ils pu être auparavant des symbiotes du Pin sylvestre? Oui, le **Boletus scaber** et l'**Amanita muscaria** qui fructifient dans les groupes de Bouleaux de régénération sont aussi susceptibles de s'associer aux racines des Pins, comme ils peuvent d'ailleurs le faire avec celles de l'Epicéa.

A la lumière de ces observations faut-il proscrire l'arrachage des souches dans les parcelles qu'on se propose de repeupler par la suite ? Nous n'osons préconiser cette méthode mais un fait est certain : les souches représentent un refuge pour les Champignons mycorhizoformateurs et, quelques années après une coupe à blanc-étoc, les Champignons des mycorhizes ne colonisent plus que des îlots de la parcelle déboisée (là où précisément subsistent les souches) alors qu'entre ces aires le sol est dépourvu de symbiotes éventuels.

CONCLUSIONS GENERALES

Le rôle bienfaisant des mycorhizes pour la croissance des Epicéas est un fait indiscutable. Toutes les pratiques suceptibles de favoriser la mycorhization des jeunes plants sont à encourager. Citons entre autres :

— l'apport d'humus renfermant des Champignons mycorhizoformateurs.

— l'abaissement du pH dans les sols neutres ou faiblement acides.

— la limitation des apports d'engrais (on lira à ce sujet notre travail relatif aux influences des engrais sur la mycorhization du Pin maritime, 2).

De telles précautions doivent garantir l'obtention de plants vigoureux, bien mycorhizés, donc s'adaptant à une vaste gamme de terrains. Elles doivent en même temps contribuer à minimiser les effets néfastes du damping-off.

B. BOULLARD
Laboratoire de Botanique de la
Faculté des Sciences de CAEN.

BIBLIOGRAPHIE

1. Boullard (B.) — Les mycorhizes : présentation et explication des principaux termes qui s'y rapportent. Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs, en cours d'impression.

2. Boullard (B.) — Influence des engrais sur la constitution de mycorhizes par le Pin maritime (**Pinus Pinaster** sol.). Rev. Gén. de Bot., en cours d'impression.

3. Dimbleby (G. W.) — Natural regeneration of Pine and Birch on the Heather Moors of north-east Yorkshire. Forestry, 26, 1953, p. 41-52.

4. Harley (J. L.) — The Biology of Mycorhiza. Plant. Science Monographs. Leonard Hill Ltd Ed., London, 1 vol., 1959, 233 pages.

ANNEXE

Tableau établi par M. l'Ingénieur Poly, relatif à l'évolution des jeunes peuplements dans les placettes étudiées et dont nous faisons mention dans notre chapitre « Récapitulation des résultats ». Les dates de dénombrement correspondent aux dates des récoltes du matériel que nous avons examiné.

	11-7-59	11-8-59			22-8-59			10-9-59			16-10-59		
Placette N°	Nbre de semis récoltés	Nbre de semis inventoriés	Nbre de semis récoltés	Reste	Nbre de semis inventoriés	Nbre de semis récoltés	Reste	Nbre de semis inventoriés	Nbre de semis récoltés	Reste	Nbre de semis inventoriés	Nbre de semis récoltés	Reste
1	4	11	6	5	5	5	0	0	5	0	»	»	»
2	4	33	6	27	21	6	15	15	7	8	8	5	3
3	5	»	5	»	»	0	»	»	5	»	»	6	»
4	5	18	7	11	11	0	11	11	6	5	5	5	0
5	5	31	7	24	21	0	21	21	7	14	14	5	9
6	6	»	6	»	»	0	»	»	5	»	»	6	»

OBSERVATIONS — Les placettes 1, 2, 4, 5, correspondent à une surface de un mètre carré, délimitée sur le terrain par des piquets.

— Aucun dénombrement n'a été fait dans les placettes 3 (souche pourrissante) et 6 (Pépinière de Lamoura).

— Aucun dénombrement précis n'a été effectué le 11 juillet 1959 dans les placettes 1, 2, 4, 5, les chiffres indiqués lors des dénombrements ultérieurs résultent d'un inventaire précis.

— La récolte du 22 août 1959 n'a concerné que les placettes 1 et 2 où nous avions constaté le 11 août un début de fonte très marquée.

— Les cinq plants récoltés le 10 septembre 1959 l'ont été à proximité immédiate de la placette 1, dans des conditions identiques de sol et de végétation.

